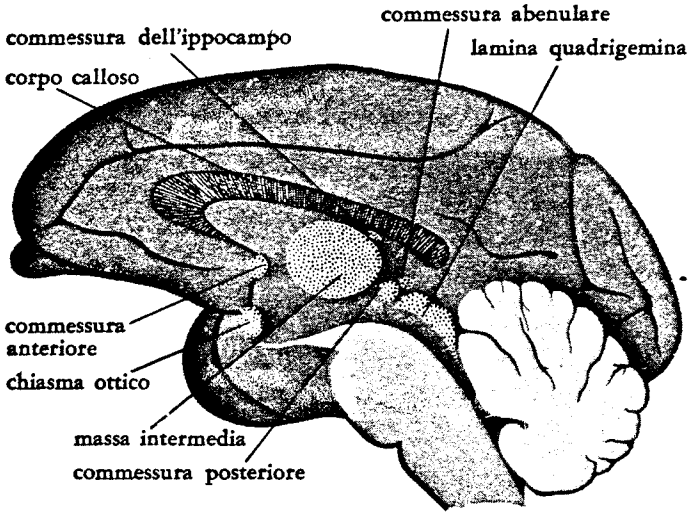
# COME FUNZIONA MEZZO CERVELLO

R. W. SPERRY
*California Institute of Technology*
PASADENA, CALIF.

*R. W. Sperry*

*Professore di psicobiologia presso il* California Institute of Technology, *membro dell'Associazione di Anatomia dell'Accademia di Neurologia, dell'Associazione di Psicologia, della Società di Zoologia e della Società di Fisiologia* Nerve regeneration, *il Dr. Sperry si è dedicato alla neuroembriologia ed ha compiuto studi particolari sulla coordinazione muscolare e sul meccanismo nervoso nei processi di percezione, apprendimento e memoria.*

R. W. SPERRY
California Institute of Technology
PASADENA, CALIF.




**Il cervello sezionato nei suoi due emisferi si comporta sotto molti aspetti come due cervelli distinti. Lo studio della funzione cerebrale in queste condizioni apre nuovi orizzonti alla ricerca.**

---

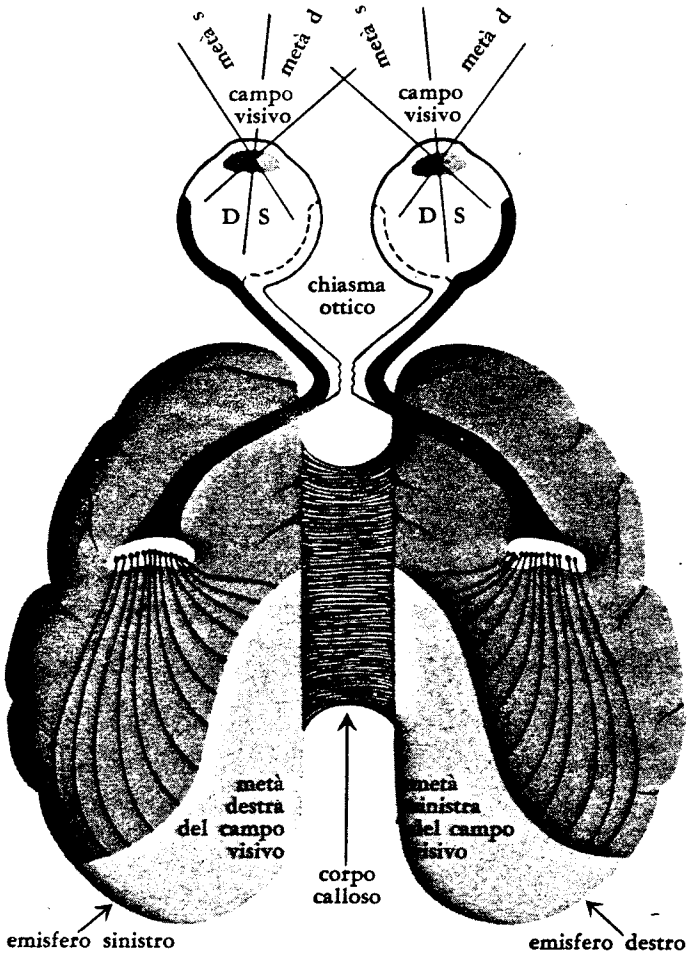
I centri di controllo del cervello compresi nelle aree corticali sono perfettamente appaiati, di modo che nella metà destra si ha una immagine speculare di quelli di sinistra, con un assetto completo di centri corrispondenti in ciascun emisfero. Gli emisferi destro e sinistro comunicano direttamente per mezzo di commessure o sistemi di fibre che attraversano la linea mediana e consentono una serie di connessioni incrociate tra le rispettive strutture.

La più sviluppata di queste commessure è il corpo calloso, che unisce i due emisferi cerebrali e le cui proporzioni, per ciò che riguarda la scimmia *rhesus*, sono indicate nella *fig. 1*. Nell'uomo è un poco più grande.

Fu di un certo interesse constatare che la sezione chirurgica totale del corpo calloso — che pure è la più grossa formazione fibrosa del cervello — non dava luogo negli esseri umani a nessun evidente danno funzionale. Neppure con i *tests* psicologici e le prove neurologiche più accurate, si è mai riusciti a mettere in evidenza un deficit funzionale di un certo rilievo, conseguente alla sezione. La discrepanza tra grado di sviluppo, posizione strategica e apparente importanza del corpo calloso, da un lato, e l'assenza di disturbi funzionali dopo il suo taglio, dall'altro, costituì per molto tempo uno degli enigmi della funzione cerebrale. Ma in questi ultimi sette anni la « sciarada del corpo calloso » è stata risolta nel corso di studi sugli animali nei quali fu possibile dimostrare finalmente che questa struttura possiede definite funzioni integrative ad alto livello. Per di più, e ciò riveste forse maggiore importanza, i risultati ottenuti hanno consentito nuovi approcci e aperto la via a nuovi studi sulla organizzazione cerebrale, mettendo in particolare risalto le possibilità analitiche e il valore generale del metodo di indagine basato sulla lesione cerebrale. Nell'articolo verranno prese in esame, a grandi linee, alcune delle nuove vie di sviluppo di queste ricerche.

Gli studi sugli animali avevano confermato, al loro inizio, le precedenti osservazioni cliniche secondo le quali il taglio completo del corpo calloso produceva, sorprendentemente, soltanto lievissime alterazioni della normale funzione. In laboratorio, gatti e scimmie con corpo calloso sezionato non sono virtualmente distinguibili dai loro compagni di gabbia sottoposti agli stessi *tests* e agli stessi allenamenti. Uguale è il risultato pratico anche se si eseguono altre sezioni supplementari lungo la linea mediana, fino ad interessare nel taglio tutte le strutture disegnate nella fig. 1, più il cervelletto.

Eccettuata una parziale perdita della visione, questi tagli mediani non comportano evidenti riduzioni degli stimoli sensoriali in arrivo e di quelli motori in partenza, lasciano integre le altre correlazioni cerebrali e indisturbata la maggior parte dell'organizzazione interna di ciascun emisfero. A parte una iniziale comparsa di tremore e di squilibrio dopo la sezione




2. *Effetto della sezione delle fibre nervose che si incrociano nel chiasma ottico. Viene eliminata la metà del campo visivo connessa con l'occhio controlaterale, e ciò limita la stimolazione visiva al solo emisfero omolaterale.*

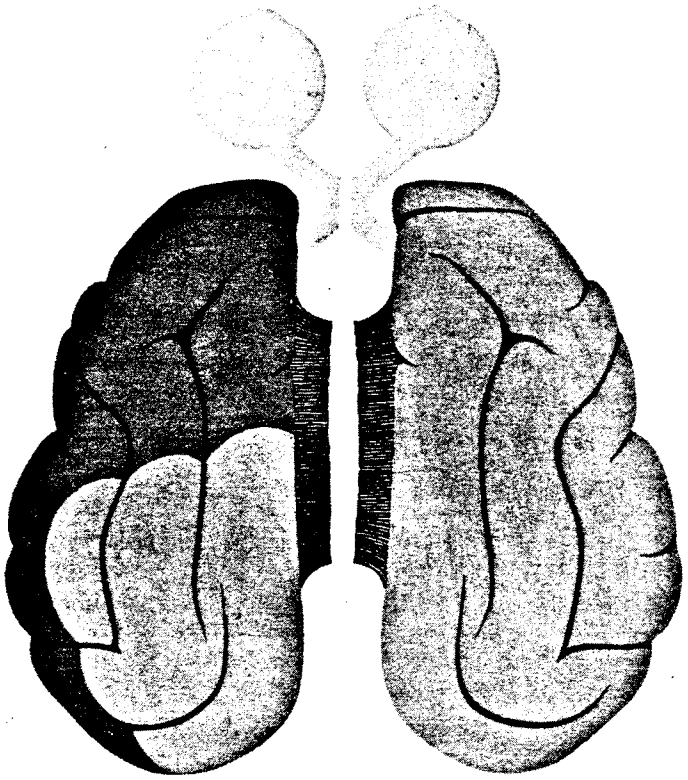
attivi nè in stato di torpore. Le funzioni viscerali come tutt quelle omeostasiche si mantengono inalterate. Le scimmie ri mangono vigili e curiose e conservano una discreta e talvolt anche buona coordinazione muscolare. Esse percepiscono, im parano e ricordano quanto le loro sorelle normali.

Tuttavia, se si studia più meticolosamente un cervello sezionato di scimmia, sottoponendo l'animale a speciali allenamenti e prove, nelle quali l'afflusso ai due emisferi degli stimoli connessi all'informazione sensoriale può essere selezionato e controllato, si constata che ciascuno degli emisferi separati possiede una sfera mentale (altrimenti definibile « sistema cognitivo ») indipendente. Vale a dire che ogni emisfero sviluppa una propria percentuale, indipendente, di apprendimento, di memoria e di altri processi mentali. È come se ciascuno degli emisferi separati fosse inconsapevole di ciò che viene sperimentato nell'altro, e nessuno dei due avesse memoria diretta di ciò che si è verificato nell'altro, dopo l'intervento separatore. Sotto questi aspetti è come se gli animali avessero due cervelli separati.

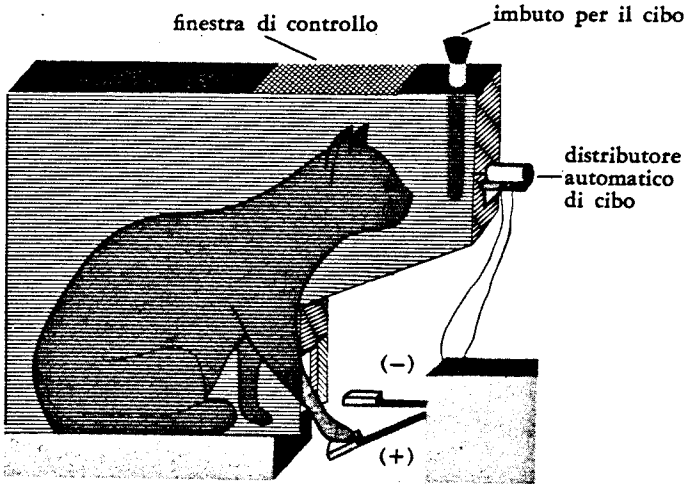
## Funzioni del corpo calloso

Sebbene la precedente letteratura sul corpo calloso contenesse dati che deponevano in questo senso — dati che ora possono essere di nuovo presi in considerazione retrospettivamente — la prima convincente dimostrazione venne fornita dagli esperimenti condotti da Ronald Myers che studiò nel gatto la funzione del corpo calloso nello scambio interoculare, ovvero nel passaggio degli stimoli visivi da un occhio all'emisfero cerebrale opposto. In breve, questo ricercatore scoprì che, quando sono sezionati sia il chiasma ottico sia il corpo calloso (*fig. 2*), un gatto diventa incapace di utilizzare con un occhio i dati discriminativi che ha precedentemente appreso con l'altro occhio. Quando è obbligato ad usare il secondo occhio, il gatto in questione si comporta normalmente salvo il fatto che mostra una completa amnesia per ciò che ha appreso e sperimentato con il primo occhio. Esso impara a rispondere, con il secondo occhio, ad un determinato stimolo, in un modo che è esattamente il rovescio di quello in cui è stato in precedenza allenato a rispondere con il primo occhio, e apprende i due tipi di risposta con uguale facilità.

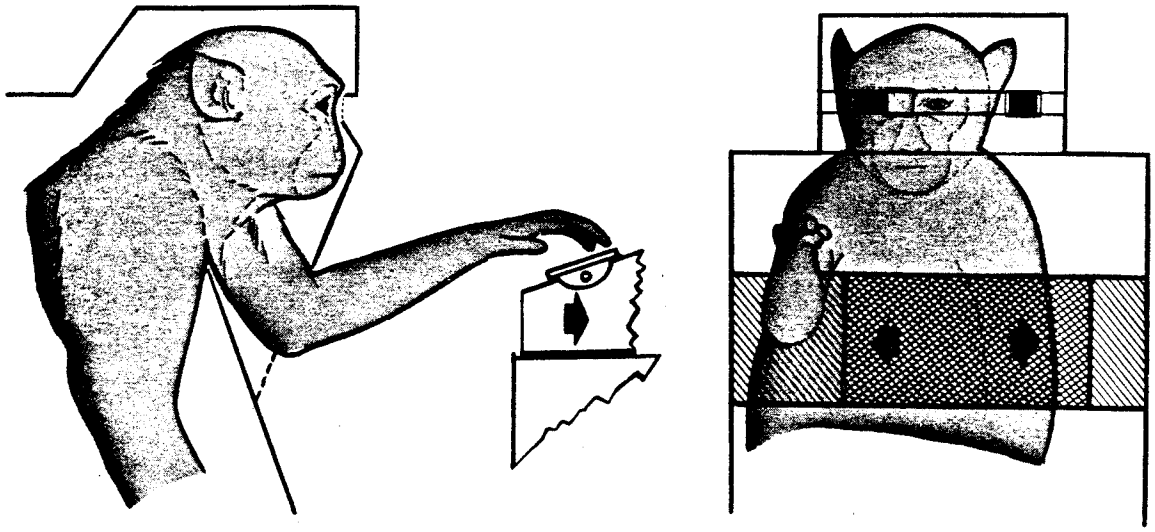
In animali di controllo, nei quali è sezionato solo il chiasma ottico ed è lasciato integro il corpo calloso, i dati discriminativi appresi con il primo occhio sono invece prontamente utilizzabili da parte del secondo. Se il corpo calloso è tagliato dopo che il periodo di allenamento con il primo occhio è stato completato, ciò che viene appreso è ancora trasferito, e quindi i dati discriminativi possono essere utilizzati dall'altro occhio. Se dopo allenamento con corpo calloso intatto si asporta la corteccia cerebrale dal lato che è stato allenato, si ottiene ancora un trasferimento al secondo occhio delle abitudini acquisite. In altre parole, il corpo calloso dimostra di possedere una funzione nello stabilire ulteriori tracciati mnemonici, o engrammi, nell'emisfero controlaterale: probabilmente una immagine speculare o una « copia a ricalco » dell'engramma che sta dal lato



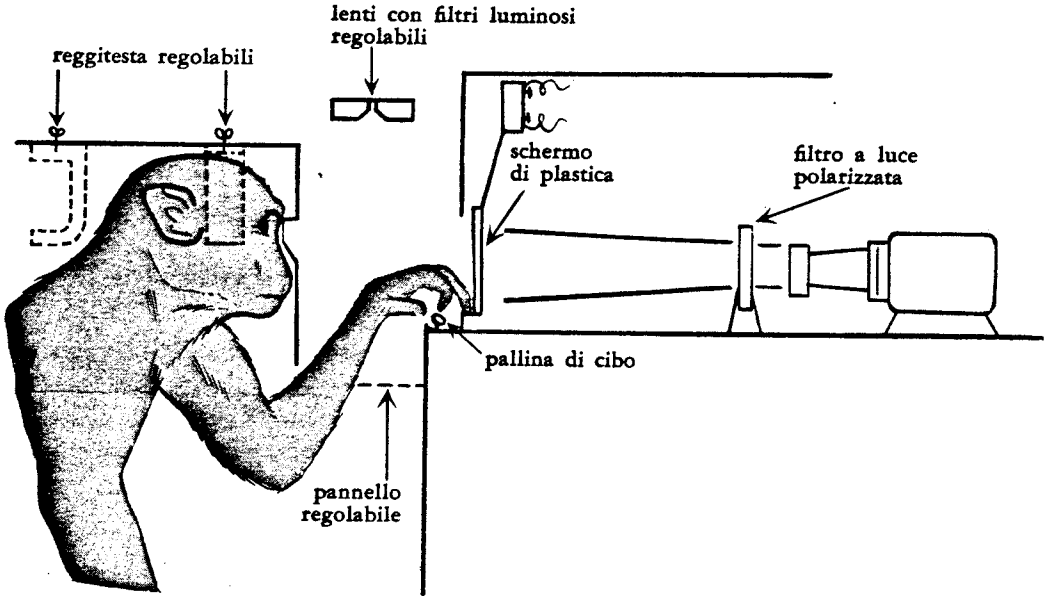
3. *L'area in grigio più scuro corrisponde alla porzione di corteccia non preposta alla visione, asportata dall'emisfero cerebrale « che vede », in gatti con cervello sezionato lungo la linea mediana.*



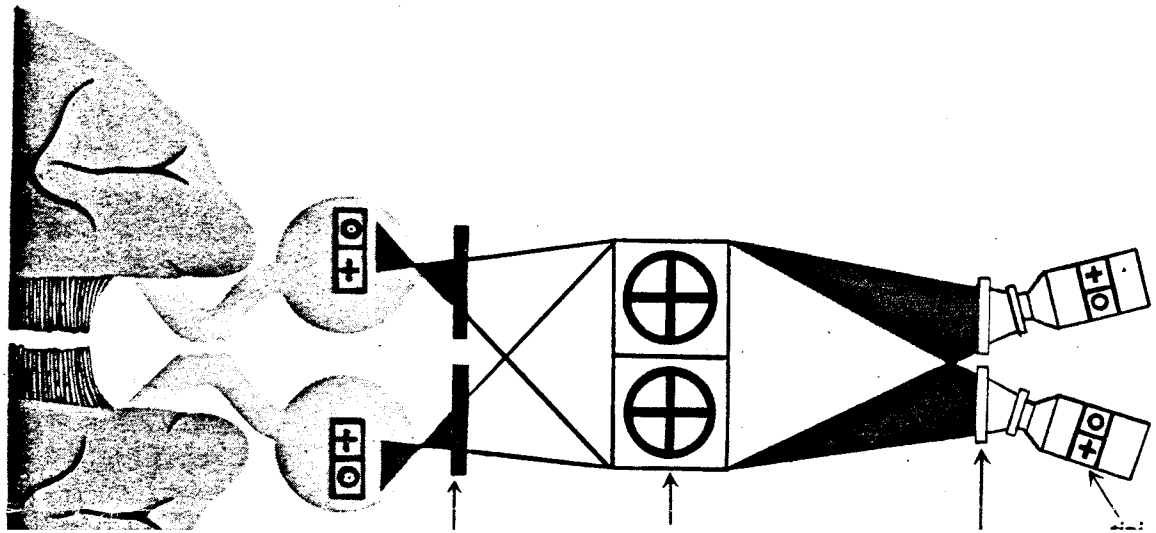
Dato che è sempre stato difficile localizzare la traccia mnemonica, o engramma, con il metodo della lesione cerebrale, questa dimostrazione che, in virtù del taglio del corpo calloso, depone a favore della sua localizzazione e limitazione ad uno solo degli emisferi, non fu accettata senza riserve. Non potrebbe trattarsi semplicemente del fatto che, in seguito alla sezione del chiasma e del corpo calloso, l'emisfero dal lato che vede diventi dominante e convogli verso quel lato l'attenzione e i processi di apprendimento? A parziale risposta, noi constatiamo che in seguito ad assai ampie ablazioni, come quella evidenziata nella *fig. 3*, si verifica una marcata diminuzione della visione dallo stesso lato, ma non si verifica nell'emisfero controlaterale un rinforzo dell'apprendimento e della memoria discriminativa sulla base delle esperienze visive attuate mediante l'occhio omolaterale. Inoltre, quando si confrontano statisticamente le curve di apprendimento del primo e del secondo occhio si constata che l'apprendimento con il secondo occhio non ha beneficiato della precedente esperienza con il primo. Con un apparato come quello disegnato nella *fig. 4*, largamente sperimentato da Stamm, noi abbiamo potuto dimostrare che per ciò che riguarda l'apprendimento delle forme, e la memoria connessa al tatto e al premere della zampa sulla superficie del pedale, negli emisferi cerebrali separati predomina il medesimo genere di indipendenza funzionale. Non solo le discriminazioni sensoriali del tipo illustrato nella fig. 4, ma anche i semplici movimenti appresi nel periodo di addestramento alla leggera pressione dei pedali sono trasferiti nei gatti normali alla seconda zampa, mentre non lo sono negli animali con corpo calloso sezionato. Inoltre, se si paragonano statisticamente le curve di apprendimento della prima e della seconda zampa si nota la completa assenza di trasmissione, dall'uno all'altro emisfero, di ciò che viene appreso. Ottenere una risposta diametralmente opposta con la seconda zampa è altrettanto facile in questi animali quanto il fare apprendere di nuovo la risposta originale. E ancora, l'apprendimento di discriminazioni diametralmente opposte da parte della zampa destra e sinistra è realizzato simultaneamente dai gatti con cervello sezionato, quando, durante l'allenamento, l'arto destro e sinistro sono alternati dopo alcune prove; e ciò si verifica ancora senza apparente interferenza tra le opposte abitudini. I risultati, per ciò che riguarda l'apprendimento visivo e la memoria, sono stati confermati anche nelle scimmie, ivi compreso, nel caso di questi animali, il riconoscimento di oggetti colorati e tridimensionali. Poichè la scimmia è molto meno propensa del gatto a cooperare con lo sperimentatore e non tollera la benda sull'occhio, venne ideato un abitacolo d'allenamento, come quello disegnato nella *fig. 5*; l'abitacolo è dotato di pertugi per vedere, accessibili al solo occhio destro oppure al solo occhio sinistro, ciascuno dei quali può essere aperto e chiuso ad ogni esperimento. Un pannello scorrevole controlla i movimen-



5. *Veduta di profilo e di fronte di un* box *d'allenamento per il controllo nella scimmia delle associazioni occhio-mano.*




6. *Rappresentazione schematica dell'apparato per determinare il conflitto percettivo in una scimmia con cervello sezionato lungo la linea mediana.*



ve di apprendimento per le due abitudini opposte procedono parallelamente nei due emisferi senza apparente interferenza. Il cervello normale non si comporta ovviamente in questo modo; non si comporta così neanche quello di animali di controllo ai quali sia stato sezionato solo il chiasma ottico e neppure quello di altri animali di controllo ai quali oltre al chiasma sia stata sezionata la commessura anteriore e la metà anteriore del corpo calloso.

Senza dilungarci sulle prerogative del corpo calloso, si può dire che a questa struttura si riconoscono oggi parecchie funzioni. Innanzitutto, e ciò è forse la prerogativa più importante, il corpo calloso presiede, come è già stato accennato, allo sdoppiarsi degli engrammi nei due emisferi. Esso, pertanto, ha la funzione di far ritenere in ciascun emisfero tutto ciò che di nuovo viene appreso nell'altro; il corpo calloso fa sì che nei due emisferi si abbia, sul piano organizzativo, una distribuzione equilibrata delle nuove acquisizioni, maturate attraverso l'apprendimento. Si può anche dimostrare che, nei casi in cui l'apprendimento è stato volutamente limitato ad un emisfero, se si è lasciato intatto il corpo calloso, questi può essere utilizzato dall'emisfero escluso per registrare i sistemi di engrammi dell'altro emisfero. Il corpo calloso favorisce inoltre certi tipi di integrazione bilaterale sensoriale-sensoriale e sensoriale-motoria, come, ad esempio, nell'uso visivo di ciascuna mano attraverso la linea mediana verticale di separazione del campo visivo. Si può infine rilevare che la cecità monolaterale della durata di una o due settimane, prodotta mediante sezione del corpo calloso in animali con corteccia visiva chirurgicamente isolata, è accompagnata da un effetto generale tonico, eccitatorio.

Allo stato attuale delle conoscenze non si può dire molto di più sulle proprietà del corpo calloso nè sugli speciali problemi connessi con lo sviluppo del linguaggio e con la sua predominanza in un lato del cervello umano. Indagando ulteriormente si potrebbe provare che alcune di queste diverse funzioni dipendono fondamentalmente dal medesimo meccanismo.

## Processi simultanei di apprendimento

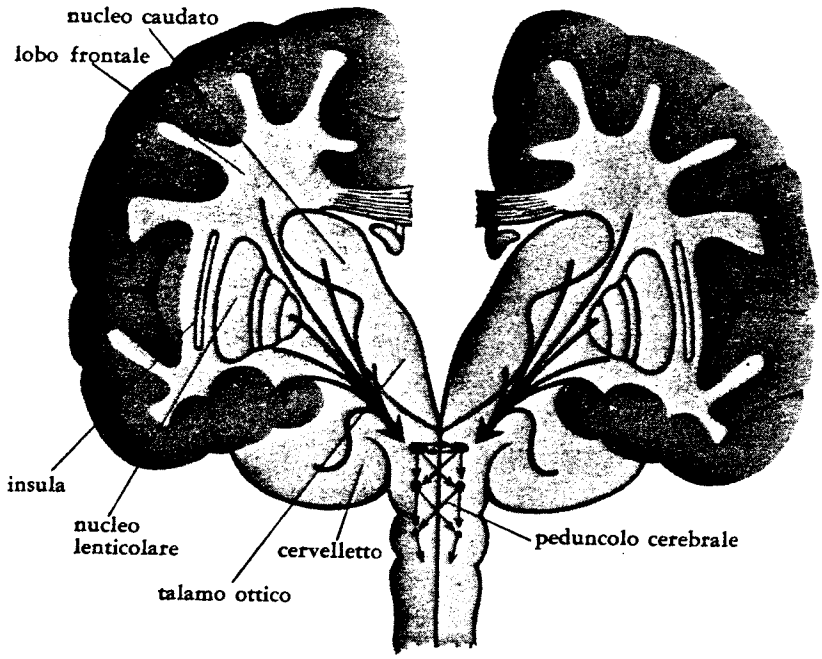
Dopo aver scoperto che il cervello sezionato della scimmia è in grado di compiere contemporaneamente, con gli emisferi separati, discriminazioni diametralmente opposte, ci si chiese se i due emisferi avrebbero potuto erogare simultaneamente le loro contrastanti risposte. Che cosa sarebbe accaduto se, durante la fase di allenamento, invece di alternare l'occhio destro e l'occhio sinistro, entrambi gli occhi fossero stati aperti e nel corso di ciascun esperimento fossero state fornite informazioni opposte nello stesso tempo? In altre parole, il cervello sezionato, per ciò che riguarda l'apprendimento, considera solo l'informazione che entra in uno degli emisferi, oppure esistono due processi separati di attenzione, entrambi in grado di funzionare simultaneamente, prendendo in considerazione i diversi dati informativi e classificandoli in due sistemi mnemonici separati, capaci di rievocazione separata?

Al quesito ha risposto parzialmente Trevarthen, che si è valso di un apparato comprendente filtri di luce polarizzata, in modo sulla sinistra e una croce sulla destra, all'altro emisfero appare esattamente al contrario, con il circolo a destra e la croce a sinistra. Mentre un emisfero constata che premendo sui circoli, ma non sulle croci, si ottiene una ricompensa (sotto forma di cibo), l'altro occhio e il relativo emisfero cerebrale scoprono, mediante lo stesso processo, il contrario: che cioè viene premiata la pressione sulle croci e non quella sui circoli. Per gli esperimenti si può usare qualsiasi tipo di figura, disegno o immagine bidimensionale, proiettabile, a colori o non. La fase di apprendimento, cioè il periodo durante il quale l'animale è allenato alle prescritte condizioni sperimentali, si protrae, con entrambi gli occhi aperti, fino a che la « curva di apprendimento » raggiunge il livello del 90 per cento. A questo punto gli occhi vengono messi alla prova separatamente per determinare se l'apprendimento si è radicato in uno o in entrambi gli emisferi e in quale grado. Sebbene i risultati fossero variabili, come era previsto, Trevarthen constatò che durante il tempo necessario all'emisfero dominante per venire a capo del problema ad esso proposto, anche l'altro emisfero, nella maggioranza dei casi, aveva afferrato in parte o in tutto il proprio problema diametralmente opposto al precedente. In certi casi entrambi gli emisferi apprendevano nello stesso tempo i loro separati problemi. In altre parole, queste scimmie dal cervello alterato e sdoppiato, nel tempo e con il numero di prove approssimativamente uguale a quello necessario ad una scimmia con cervello normale a risolvere un problema discriminativo, erano capaci di venire a capo di due problemi. Ciò comporta alcuni interrogativi sulla teoria dell'apprendimento e sul ruolo, in questo processo, dell'attenzione, della motivazione, dell'attitudine mentale e motoria, e simili. Tutte queste componenti del meccanismo dell'apprendimento sono sdoppiate in questi cervelli? Oppure esiste una forma di biforcazione, con un peduncolo cerebrale comune e ramuscoli cerebrali qualitativamente differenziati? Le congetture diventano complesse e suggeriscono altre varianti all'esperimento iniziale.

Che cosa accade quando un emisfero è stato allenato ad eseguire una determinata cosa e l'altro emisfero a fare esattamente l'opposto, e l'animale è poi lasciato libero di scegliere tra l'esecuzione dell'una o dell'altra o di entrambe?

Con due sistemi separati di volizione dentro lo stesso cranio, ciascuno tendente ad imporre la propria volontà e, in seguito all'allenamento, ciascuno con volontà opposta a quella dell'altro, le due entità pensanti tenteranno ognuna di predominare?

Quando si incomincia questo esperimento — per esempio facendo ruotare di 90 gradi uno dei due filtri — non si notano segni evidenti di conflitto interiore eccetto, forse, una leggera esitazione. Nel complesso, la scimmia incomincia col selezionare in conformità i cerchi o le crocette e può mutare comportamento passando da una serie di pressioni sui primi ad una serie di pressioni sulle seconde, rivelandoci, in conseguenza di ciò, quale emisfero viene usato in quel momento. Queste variazioni si possono controllare, in parte, obbligando l'animale ad usare l'una o l'altra mano; in tal caso si nota la tendenza a entrare in azione da parte dell'emisfero controlaterale, sebbene la correlazione non sia del tutto rigorosa e costante. Apparentemente, quando un emisfero assume il predominio, i centri in-




7. *Schema che pone in evidenza il controllo degli emisferi del cervello sezionato sui centri nervosi inferiori. I raccordi esistenti a livello del peduncolo cerebrale consentono all'animale con cervello sezionato di continuare a controllare in discreta misura il comportamento di tutte le parti del corpo.*

please return
R. W. SPERRY
California Institute of Technology
PASADENA, CALIF.

mento, che si trova sotto controllo dominante, viene automa camente inibita. Questo è un altro esempio della regola gener per cui gli stimoli provenienti dal sistema nervoso centrale pc sono essere di uno o di un altro determinato tipo, dei quali pr vale l'uno o l'altro; raramente vi è una mescolanza.

Il cervello sezionato di gatto o di scimmia fa sì che l'animale, sotto molti aspetti, si comporti come un essere dotato di due cervelli separati che possono venire usati insieme oppure alternativamente. Se tutte le paia dei principali centri di controllo soprasegmentali vengono separate, non vi è più possibilità, ai fini dell'integrazione a più alto livello di un emisfero, di raggiungere e influenzare l'altro emisfero se non indirettamente attraverso il sottostante peduncolo cerebrale (*fig.* 7). Il tempo richiesto per il passaggio dei dati attraverso questa via è tale che qualsiasi impulso di ritorno, diretto all'emisfero opposto, reca ben poco del contenuto originale.

## Egemonia bilaterale

Ciascuna delle due metà cerebrali, con relativa dotazione completa di centri di controllo, esercita il suo dominio bilateralmente attraverso il peduncolo cerebrale e il midollo spinale, riuscendo così a controllare e governare il comportamento di tutte le parti del corpo. Il gatto specialmente, ma anche la scimmia e l'uomo, con un solo emisfero riesce a camminare abbastanza bene e conserva molte delle funzioni proprie del sistema nervoso centrale.

Con il concorso di entrambi gli emisferi in funzione, ma a cervello sezionato, sebbene un emisfero sia decisamente dominante o in funzione esclusiva di controllo delle attività che si svolgono a più alto livello, l'altro emisfero continua probabilmente a contribuire in molte delle funzioni generali di sottofondo.

Nella maggior parte delle condizioni ordinarie anche le attività a più alto livello hanno, per forza di cose, molto in comune. Solo in particolari circostanze di allenamento e di esperimento si rende evidente il doppio controllo mentale. L'uso simultaneo dei due emisferi divisi non presenta grandi problemi dal momento che sussiste una unione in corrispondenza dei centri nervosi situati più in basso. Data l'esistenza di un raccordo a livello inferiore, non ha importanza, come abbiamo visto precedentemente, se i centri superiori funzionano in conformità o in contrasto tra loro.

Vi è ancora molto da apprendere dagli studi che, come quelli già descritti, riguardano direttamente le proprietà funzionali del cervello sezionato a diversi livelli e con vari tipi e combinazioni di commissurotomia incompleta. Con il cervello diviso in due, diventa possibile limitare le ablazioni, l'esecuzione di *tests* e di altre procedure di analisi ad uno solo degli emisferi, lasciando all'animale l'uso dell'altro emisfero. Oltre agli ovvi vantaggi per gli animali si conseguono notevoli vantaggi di carattere tecnico derivanti dal fatto di lavorare su metà cervello.

È importante ricordare a questo proposito che l'emicervello è, in un certo senso, assai simile ad un cervello intero, in quanto dotato di un assortimento completo di centri cerebrali integra-